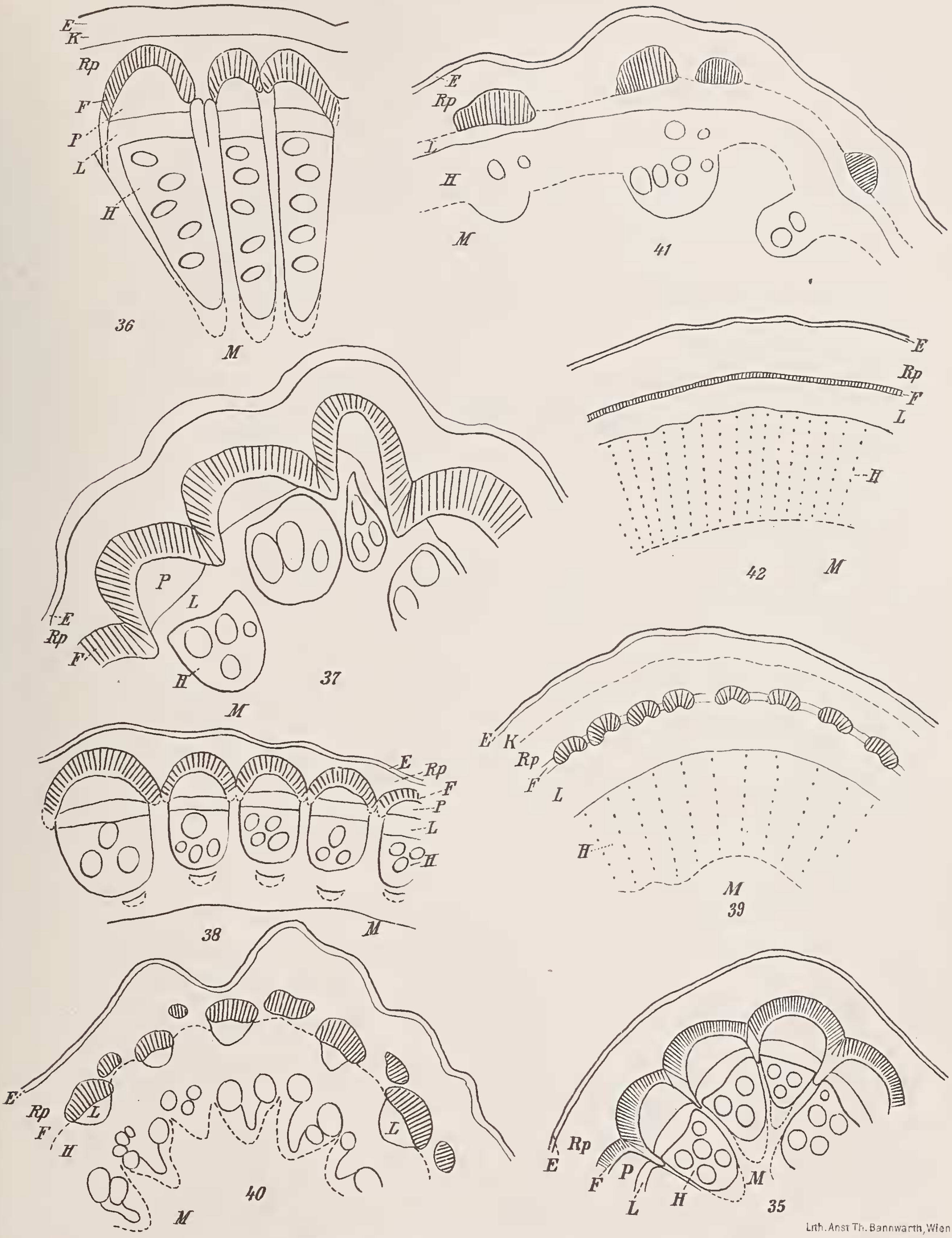


Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien

DIE SPEZIELLE EMBRYOLOGIE DER GATTUNG SEMPERVIVUM IM VERGLEICH ZU DEN BEFUNDEN BEI DEN ANDERN ROSALES

VON

DR. EMMA JACOBSSON-STIASNY

Mit 2 Tafeln

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 8. MAI 1913

Spezielle Untersuchung der Gattung Sempervivum.

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich mit verschiedenen Spezies der Gattung *Sempervivum*. Das behandelte Material wurde zum Teil in Alkohol, zum Teil in Chromosmiumessigsäure fixiert und sowohl im Dreifarbengemisch als auch insbesondere in Eisenhämatoxylin gefärbt. Was die Schnittführung durch den Fruchtknoten betrifft, so hat sich die Ausführung von Längsschnitten mit einer zu den Fruchtblatträndern normalen Orientierung am zweckmäßigsten erwiesen, doch war es, weil die Samenanlagen von der Bauchnaht aus nach allen Richtungen entspringen, auch auf diese Weise nur möglich, in jedem Schnitte bloß ganz wenige der zahlreichen Ovula günstig, das heißt parallel ihrer Längsachse zu treffen. Eine Separation und getrennte Einbettung der einzelnen Samenanlagen, die eine große Materialersparnis bedeutet hätte, war infolge ihrer geringen Größe doch einigermaßen mit Schwierigkeit verbunden, so daß eine Schnittführung durch den ganzen Fruchtknoten trotz der ungünstigen Verhältnisse vorgezogen wurde. Die Dicke des Schnittes betrug 6 bis 9 μ. Das Material stammt aus den Kulturen Professor v. Wettstein's. Zur Untersuchung wurden *Sempervivum styriacum, calcareum, acuminatum, alpinum* und *cinerascens* herbeigezogen, doch wurden diese einzelnen Spezies nicht vollkommen konsequent in all ihren Stadien bearbeitet, so daß eine Gegenüberstellung und ein genauer Vergleich dieser Formen hier nicht gegeben werden kann.

Die allerersten Stadien fehlen. In den jüngsten Schnitten finden sich an der anatropen, rundlich-ovalen Samenanlage die beiden Integumente bereits ausgebildet, so daß weder die Frage, ob sie epidermoidal oder subepidermoidal entstehen, beantwortet, noch über die Reihenfolge ihrer Entwicklung etwas ausgesagt werden kann. Sie erscheinen zuerst unverwachsen, ihrer ganzen Länge nach zweischichtig, nur an der Spitze keulig verdickt. Ein sogenanntes Tapetum gelangt bei der Gattung *Sempervivum* überhaupt nicht zur Ausbildung, da die innerste Zellage des inneren Integuments wohl eine deutliche Kutinisierung, jedoch keine Querstreckung in einer zur Längsachse des Ovulums normalen Richtung erfährt. Die zu diesem Zeitpunkte bereits stark entwickelte Embryosackmutterzelle erscheint sowohl an der Spitze

wie auch an den Seiten vier Zellagen tief im Nucellus eingesenkt, ohne daß eine streng seriale Orientierung der terminalen Nucellarzellen unbedingt auf ihre Abstammung von einer einzigen subepidermoidalen Tapetumzelle schließen ließe. Es kann daher auf Grund des hier behandelten Materials auch darüber nichts ausgesagt werden, ob wir es hier mit einer ursprünglich subepidermoidalen Archesporzelle zu tun haben, die nachträglich drei Tapetenzellen abschnürt, oder ob dieselbe von vornherein so weit im Nucellargewebe eingesenkt erscheint und Tapetenzellen überhaupt nicht zur Ausbildung gelangen. Die Teilungen dieser Makrosporenmutterzelle erfolgen normal, und zwar stehen die Teilungswände senkrecht zur Zellenachse. Während dieser Stadien treten in der Makrosporenmutterzelle keine Vakuolen auf. Die untere der beiden durch die erste Teilungswand gebildeten Zellen läuft in ihrer Entwicklung meist etwas voraus. Durch die weitere Wandbildung entstehen vier Zellen, deren unterste wieder die andern an Größe übertrifft und verdrängt, indem sie sich zum Embryosack entwickelt. Zu dem Zeitpunkte, wo sich ihr Kern zum erstenmal teilt, sind die drei oberen Makrosporen nur mehr in Spuren vorhanden. Die beiden so gebildeten ersten Kerne des Embryosacks werden nun durch eine große Vakuole auseinandergetrieben, so daß sie an die beiden Enden der Zelle zu liegen kommen. Manchmal treten statt der einen großen auch zwei kleinere Vakuolen auf, doch kann es sich hier auch um ein späteres Stadium handeln. Zu dem Zeitpunkte, wo die beiden ersten Kerne des Embryosackes sich wieder zur Teilung anschicken, sind die letzten Reste der andern Makrosporen bereits vollkommen verschwunden. Die beiden so entstehenden Spindelachsen stehen nun, wie es wohl in diesem Stadium allgemein der Fall ist, keineswegs parallel zur Achse der Makrospore, sondern gegen dieselbe in verschiedener Richtung in dem Sinne geneigt, daß sie gegeneinander normal zu stehen kommen. Die vier auf diese Weise entstandenen Kerne zeigen daher eine eigenartige Orientierung, indem je ein Kern eines Paares dem jeweiligen Pol, der andere dem Zentrum genähert erscheint. Zu diesem Zeitpunkte finden sich in der Makrospore zahlreiche Vakuolen. Diese Verhältnisse dürften wohl einem allgemein verbreiteten Typus vollkommen entsprechen. Da das folgende Stadium fehlt, so kann über die Entstehung der acht Kerne nichts ausgesagt werden, doch darf man wohl annehmen, daß die obere dem Makrosporenzentrum genäherte Zelle die Eizelle und den einen Polkern, die untere den andern Polkern und eine Antipode liefert, daß die Synergiden hier wie gewöhnlich aus einem Kern hervorgehen und zwei Antipoden aus dem vierten entstehen. Der ausgebildete Embryosack zeigt im mikropylaren Teile zwei längliche, nach oben zugespitzte Synergiden, deren jede von einer distinkten Plasmamasse umgeben ist, während das basale Ende drei bedeutend kleinere, ebenfalls von distinkten Plasmamassen umhüllte Antipoden aufweist. Die unterhalb der Synergiden liegende Eizelle und die beiden Polkerne, respektive der durch Verschmelzung der beiden gebildete sekundäre Embryosackkern sind zuerst in einer gemeinsamen Plasmamasse eingebettet, späterhin nach Reduktion der Antipoden jedoch voneinander getrennt. Die Eizelle erscheint dann nahezu als gleichschenkliges Dreieck, das sich mit den beiden Schenkeln zwischen die Synergiden einkeilt. Es ist jedoch infolge der geringen Größe des Objektes nicht möglich festzustellen, ob wir es hier mit membranlosen Zellen zu tun haben, was ein Vergleich mit den nächstverwandten von Rombach untersuchten Formen vermuten läßt, oder ob die Membranen wohl nicht festzustellen waren, trotzdem aber vorhanden sind. Während die Antipoden schon einige Zeit vor Eintritt des Pollenschlauches vollkommen rückgebildet erscheinen, strecken sich die Synergiden immer mehr und entwickeln sich zu langen, spindelförmigen Zellen.

Während dieser Zeit hat auch die Samenanlage selbst so bedeutende Veränderungen erfahren, daß sie an Stelle ihrer ursprünglich rundovalen Gestalt eine schmale und längliche Form aufweist. Diese Veränderung erklärt sich dadurch, daß der Nucellus wohl einerseits im oberen Teile der Samenanlage in der Umgebung der Makrospore eine Reduktion aufweist, so daß der Embryosack nunmehr der Epidermis unmittelbar anliegt, das meristematische Gewebe an der Chalaza jedoch andererseits eine große Anzahl von Integument- und Nucellarzellen gebildet hat. Zwischen diesen Nucellarzellen tritt insofern eine Differenzierung auf, als die in der Achse gelegenen Zellen einen geringen Querdurchmesser, jedoch gegenüber den randlich gelegenen Zellen eine bedeutende Längsstreckung aufweisen und zu einem typischen Leitgewebe werden.

Die Integumente der Samenanlage, deren Grenze gegen den Nucellus durch das stark lichtbrechende, die Cuticula des inneren Integumentes darstellende Häutchen gekennzeichnet ist, erscheinen der ganzen Länge nach verwachsen, so daß eine Grenze zwischen beiden nicht festzustellen ist und wir nur ein vier bis fünf Zellschichten breites, homogenes Gewebe vor uns haben.

Vor Eintritt der Befruchtung quellen nun die der Mikropyle anliegenden Zellen der Nucellarepidermis stark auf und scheinen, so weit aus der außerordentlichen Farbstoffspeicherung geschlossen werden kann, eine vielleicht zur Anlockung des Pollenschlauches dienende sekretorische Tätigkeit auszuüben. Gleichzeitig zeigen sich im Embryosacke bereits bedeutende Veränderungen. Während die Synergiden im oberen Teile kollabieren und schließlich vollkommen verschwinden, weist die Zelle des sekundären Embryosackkerns im unteren Teile der Makrospore eine auffallende, keilförmige Streckung auf. Die Eizelle, die, wie bereits geschildert, stumpf-keilförmig zwischen die beiden Synergiden vorgesprungen war, spitzt sich nach oben zu, verlängert sich bedeutend und bildet auf diese Weise einen Fortsatz aus, der sich vor Eindringen des Pollenschlauches entweder nur zwischen die Zellen der Nucellarepidermis oder über dieselbe hinaus in die Integumente hinein verlängert und hier ampullenförmig erweitert. Was den Zeitpunkt dieser Entwicklung betrifft, so scheint zwischen den einzelnen Spezies insofern ein Unterschied zu herrschen, als dieses Auswachsen bei manchen, wie *calcareum*, erst nach der Befruchtung erfolgt, bei anderen, wie *styriacum*, dagegen schon vor Eintritt derselben stattgefunden hat. Dieses verstärkte Wachstum scheint daher nicht durch den Befruchtungsprozeß hervorgerufen zu sein, sondern von der Eizelle selbst auszugehen, wiewohl eine Förderung desselben durch spätere Sekretion des Pollenschlauches hinzutreten dürfte.

Der ganze Vorgang der Befruchtung selbst konnte nicht beobachtet werden, zum Teil auch deshalb, weil das Objekt infolge seiner geringen Größe dieser Untersuchung nicht günstig war. Da der eindringende Pollenschlauch jedoch einerseits zur Eizelle, andrerseits zum sekundären Embryosackkern Fortsätze treibt, so liegt es nahe, eine Doppelbefruchtung zu vermuten.

Während die Eizelle noch eine Zeit lang in Ruhe verbleibt, teilt sich der sekundäre Embryosackkern mit seiner Plasmamasse in eine kleine sichelförmige obere und eine lange keilförmige untere Zelle. Ob es sich dabei um membranlose oder mit Membran ausgestattete Zellen handelt, kann auch hier nicht mit Bestimmtheit ausgesagt werden. Jedenfalls schien dagegen an wenigen Stellen zwischen diesen beiden so entstandenen Plasmamassen eine außerordentlich feine Membran sichtbar zu sein, welche den Embryosack in eine obere und eine untere Kammer teilt. Aus dieser ersten Teilung des Endospermkerns resultieren zwei von distinkten Plasmamassen umgebene Kerne, die ein vollkommen verschiedenartiges Verhalten zeigen. Während der obere Kern sich teilt und das ganze Endosperm bildet, bleibt der untere entweder vollkommen ungeteilt oder weist höchstens in einem späteren Stadium eine einmalige Teilung auf, schwillt jedoch langsam außerordentlich stark an. Das diesen Kern umgebende, mit ihm eine wahrscheinlich membranlose Zelle bildende Plasma vermehrt sich stark und schiebt sich zuerst spitz keilförmig, später elipsoidisch, als schmaler, mit der Zeit an Breite zunehmender Schlauch gegen die Chalaza vor. Der hier lagernde, einen schmalen, außerordentlich langgestreckten Gewebekörper bildende Nucellus wird bis auf ganz wenige, der Chalaza unmittelbar anliegende Zellen langsam aufgelöst, ist jedoch als halbmondförmige, stark lichtbrechende, den gelösten Zellwänden entsprechende Masse am unteren Ende des vordringenden Endospermschlauches eine Zeit lang noch sichtbar, um schließlich vollkommen zu verschwinden. Da der ursprünglich schmale Endospermschlauch in einem späteren Stadium eine breite Gestalt erhält, erscheint die Umgrenzung desselben auf den Schnitten infolge seiner bei der Präparation unvermeidlichen Schrumpfung durch einen elipsoidischen, innerhalb der Samenanlage befindlichen Hohlraum gegeben. Dieser Endospermschlauch ist wohl vorzüglich geeignet das Leitgewebe, an dessen Stelle er getreten ist, zu ersetzen, da durch seine Ausbildung an Stelle eines vielzelligen, durch axiale Längsstreckung seiner Bestandteile ausgezeichneten Gewebes eine einzige, mächtige Zelle getreten ist, die wohl die Fähigkeit der Nahrstoffleitung in außerordentlich verstärktem Maße besitzt. Außer dieser Funktion scheint diesem ein chalazales Endospermhaustorium darstellenden Endospermschlauch auch wohl

die Aufgabe der Nahrungsspeicherung zuzukommen und insbesondere an seinem chalazalen Ende eine seine Entwicklung bedingende, weil Raum schaffende sekretive Tätigkeit eigentümlich zu sein. Das mächtige Wachstum dieses Endospermhaustoriums dürfte aber seinerseits wieder durch die starke Nahrungszufuhr aus dem kräftigen Leitgewebe in Verbindung mit einer dieser Gattung eigenen entsprechenden Entwicklungstendenz zu erklären sein. Auf diese durch besondere Nahrungszufuhr bedingte Überernährung der unteren Endospermkammer weist jedenfalls auch die außerordentliche Hypertrophie des Kernes hin. Im reifen Samen erscheint dieses mächtige Chalazahaustorium, durch das vordringende Endosperm fast vollständig verdrängt, nur mehr in kleinen Spuren sichtbar.

Während die chalazale Endospermkammer sich auf diese Weise zu einem Haustorium entwickelt, hat der in der oberen Kammer befindliche, von einer sichelförmigen Plasmamasse umgebene Endospermkern das ganze nur mäßig anwachsende Endosperm geliefert. Ob dasselbe sofort zellular auftritt oder ob es, wie aus der Analogie mit anderen von Rombach untersuchten *Crassulaceae* geschlossen werden könnte, ursprünglich nuclear entsteht und erst später zellular wird, kann auch hier wieder nicht ausgesagt werden. Jedenfalls würden wir, wenn diese Vermutung sich bestätigen sollte, nicht wie bei *Saxifraga granulata*, Hegelmaiers peripherischen, sondern seinen endogenen Typus vor uns haben.

Die Gattung *Sempervivum* weist daher, wie aus den bisherigen Ausführungen zu entnehmen ist, durch eine der ersten Kernteilung folgende Querwandbildung eine Kammerung des Embryosackes auf. Die auf diese Weise entstehende chalazale Kammer entspricht Juel's basalem, die mikropylare Kammer seinem zentralen Endosperm. Im Gegensatz zu *Saxifraga granulata* entwickelt sich jedoch bei der hier behandelten Gattung die obere Kammer allein zu einem vielzelligen Gewebe weiter, während die untere Kammer zu einem einzelligen, mächtigen Haustorium auswächst.

Die Eizelle selbst verlängert sich auch nach der Befruchtung immer mehr, indem sich aus der blasenartigen Erweiterung rhizomartige, kernlose, reichlich Plasma führende Fortsätze zwischen die Zellen der Integumente einschieben. Diese Fortsätze besitzen wohl infolge der durch sie gegebenen bedeutenden Oberflächenvergrößerung die Funktion der Nahrungsaufnahme aus dem umliegenden Gewebe und stellen daher ein vorzügliches Mikropylarhaustorium dar, das dimensionell den größten bisher beobachteten Mikropylarhaustorien gleichkommt. Dieses Haustorium entspricht hier zwar der auswachsenden Eizelle, kann aber wohl trotzdem mit dem Suspensorhaustorium der *Orchideae* und *Geraniales* als morphologisch gleichwertig erklärt werden, da zwischen diesen Bildungen nur ein Unterschied im Zeitpunkte der Entwicklung vorhanden ist und dieser Zeitpunkt auch bei *Sempervivum*, wie bereits auseinandergesetzt wurde, variiert. Ob eine terminologische Unterscheidung dieser Mikropylarhaustorien, den Chalazahaustorien entsprechend, nötig sei, werden erst weitere embryologische Vergleiche ergeben. Die Eizelle selbst erfährt in ihrer unteren Hälfte die erste Teilung durch Ausbildung einer Querwand; ihren weiteren Teilungsstadien wurde nicht die genügende Aufmerksamkeit geschenkt. Die Endospermbildung läuft nun den Teilungen der Eizelle jedenfalls voraus, so daß der kleine Embryo bald in der ganzen Endospermmasse versenkt erscheint, die bei dieser Gattung allerdings nie bedeutende Dimensionen erreicht. Der heranwachsende Embryo schiebt nun das Nährgewebe gegen die Chalaza vor. Im vorgeschrittensten Untersuchungsstadium hat dieser Embryo auch die seitlichen Teile der Integumente aufgezehrt oder stark zusammengedrückt und das Endosperm so weit gegen die Chalaza vorgeschoben, daß das Haustorium hier nur mehr als kleiner Rest sichtbar bleibt, während dasselbe, infolge seines starken Plasmagehaltes leicht sichtbar, im mikropylaren Teil noch reichlich vorhanden ist. Das Stadium vollkommener Reife lag nicht vor, so daß nichts darüber ausgesagt werden kann, ob das Endosperm durch den Embryo vollkommen aufgebraucht wird oder ob und in welcher Schichtenzahl es im Reifestadium noch vorhanden ist.

Aus der hier gegebenen Darstellung der Embryonalentwicklung von *Sempervivum* ist zu ersehen, daß diese Gattung vor allem durch ein gekammertes Endosperm und durch die Ausbildung zweier Haustorien ausgezeichnet ist, die beide ganz ungewöhnliche Dimensionen erreichen, morphologisch jedoch vollkommen ungleichwertig sind. Während das Chalazahaustorium endospermalen Ursprungs ist, indem es der unteren durch die erste Teilungswand abgeschnürten Hälfte des Endospermkerns ent-

spricht, stellt die mikropylare Bildung ein Suspensorhaustorium s. d. oder besser gesagt, einen Fortsatz der Eizelle dar. Aber nicht nur entwicklungsgeschichtlich, auch was ihre Form betrifft, besteht zwischen diesen beiden Haustorien ein großer Unterschied, indem das Chalazahaustorium, ursprünglich keilförmig gestaltet, zu einem mächtigen, unverzweigten Schlauch auswächst, dessen meist ungeteilter Kern stark hypertrophiert, während das Mikropylarhaustorium aus einem schnabelartigen Fortsatz der Eizelle besteht, welcher oberhalb der Nucellarepidermis eine kernlose Blase ausbildet, die in das Gewebe der Integumente lange, rhizomartig verzweigte, fast die Länge des ganzen Ovulums erreichende Fortsätze aussendet.

Vergleich der Gattung Sempervivum mit den anderen bisher untersuchten Crassulaceae.

Die *Crassulaceae* sind bisher noch nicht sehr häufig Gegenstand embryologischer Forschung gewesen. Die ausführlichste Bearbeitung liegt von Sara Rombach vor, deren Untersuchung *Bryophyllum crenatum* und *calycinum, Sedum calabricum, Sempervivum annuum, Kalanchoe glandulosa, Rochea coccinea, Crassula cordata* und *Cotyledon gibbiflora* umfaßt. Die eingehendste Darstellung haben hierbei *Bryophyllum crenatum*, dem *Bryophyllum calycinum* und *Sempervivum annuum* entspricht, und *Sedum calabricum,* mit welchem *Kalanchoe glandulosa* übereinstimmen soll, erfahren, doch wurde ein konsequenter, alle Merkmale umfassender Vergleich nicht vorgenommen. Sonst finden sich nur Untersuchungen von Koch vor, die sich mit *Sedum Aizoon* und *spurium* befassen, ferner Befunde d'Huberts bei 13 *Sedum*-Arten, wie auch bei Vertretern von *Crassula, Echeveria, Sempervivum* und *Pachyphyton.* Ein Vergleich dieser Resultate ergibt für die bisher bearbeiteten *Crassulaceae* ein in vieler Hinsicht einheitliches, in wenigen wichtigen Punkten jedoch differierendes Verhalten.

Was die Orientierung des Ovulums betrifft, wurde bei den diesbezüglich untersuchten Formen, nämlich bei *Sedum Aizoon, Bryophyllum crenatum* und *Crassula cordata*, bisher stets eine anatrope Samenanlage festgestellt. Dieselbe weist, soweit beschrieben, ausnahmslos zwei Integumente auf, deren jedes der ganzen Länge nach bis auf den mikropylaren Teil, wo es sich meist keulig verdickt, zweischichtig zu sein scheint, nur selten eine Vermehrung der Zellagen zeigt. Was die Entwicklungsfolge dieser Integumente betrifft, so liegen bisher nur Angaben über *Bryophyllum crenatum* und *Cotyledon gibbiflora* vor, deren inneres Integument zuerst auftritt. Bezüglich ihres Ursprungs hat nur Koch einen Befund bei *Sedum Aizoon* mitgeteilt, wo beide Integumente epidermoidal angelegt werden sollen. Die innerste Schichte des inneren Integumentes scheint häufig größere Zellen aufzuweisen, doch findet sich nie eine Angabe vor, daß dieselben eine zur Makrosporenachse normale Querstreckung besitzen, also als Tapetum aufzufassen wären. Auffallend ist dagegen an dieser Integumentschichte die Ausbildung einer kräftigen Cuticula, die als stark lichtbrechendes Häutchen eine deutliche Grenze zwischen Nucellar- und Integumentgewebe darstellt. Diese Cuticula, die bisher stets als Außenwand der Nucellarepidermis aufgefaßt wurde, gehört jedoch bis auf die kleine, freie, der Mikropyle anliegende Strecke bei *Sempervivum* ebenso wie bei anderen *Crassulaceae*, die auf Grund des zur Verfügung gestellten Materials verglichen werden konnten, nämlich bei *Bryophyllum, Sedum* und *Crassula,* zweifellos der innersten Schichte des inneren Integumentes an. Was die Entwicklung der Makrospore betrifft, so liegen nur wenige Angaben vor, die stets das Vorhandensein einer einzigen Archesporzelle feststellen. Dieselbe soll nach Koch bei *Sedum Aizoon* gegen die Mikropyle zu vier Tapetenzellen zur Abschnürung bringen, was auch bei *Bryophyllum crenatum* der Fall zu sein scheint. Bei diesen Formen geht aus der Makrosporenmutterzelle selbst eine normale Tetrade hervor, deren unterste Zelle sich nach Rombach zum Embryosacke weiter entwickelt. Die ursprünglich rundovale Samenanlage streckt sich nun mehr oder minder, wobei die Vermehrung der Zellen von einer an der Chalaza gelegenen kleinzelligen, meristematischen

Zone ausgeht. Die Nucellarepidermis weist an ihrem mikropylaren Teil große Zellen auf, die gleichsam eine Kappe bilden. An diese Epidermis schließt sich nach innen eine Schicht dünnwandiger, großer Zellen an, während ganz axial ein Strang langgestreckter, schmaler Zellen verläuft, deren Funktion als Leitgewebe wohl außer Zweifel steht. Dieses Gewebe wurde von Rombach bei *Bryophyllum crenatum* und *Sedum calabricum*, von d'Hubert bei anderen *Sedum*-Arten und bei *Crassula* festgestellt. Die Epidermis des Nucellus scheint sich nicht zu teilen, dagegen liegt der Embryosack, soweit beobachtet, doch stets einige Zellagen tief, die Tochter- respektive Enkelzellen einer subepidermoidalen Archesporzelle darstellen, in dem Gewebe eingesenkt. Diese Zellschichten werden jedoch scheinbar in kurzer Zeit vom Embryosacke verdrängt, so daß derselbe noch vor der Befruchtung der Nucellarepidermis unmittelbar anliegt. Ebenso wie diese Zellen wird auch das Leitgewebe langsam vom vorrückenden Embryosacke zurückgeschoben, was sich von Rombach für *Sedum* und *Bryophyllum* direkt angegeben findet, aus Koch's Beschreibung eines langgestreckten, schlauchförmigen Embryosackes jedoch gleichfalls zu entnehmen ist. Endlich werden auch die seitlichen, dünnwandigen, großen Zellen des Nucellargewebes verdrängt. In Anbetracht dieser schnellen Reduktion des Nucellus darf man wohl darauf schließen, daß derselbe im reifen Samen der *Crassulaceae* bereits vollkommen fehlt, doch findet sich dies einstweilen nur von Koch bei *Sedum Aizoon* direkt angegeben. Der achtkernige Embryosack ist von Rombach bei *Bryophyllum*, von d'Hubert bei *Echeveria* beobachtet worden, welch letzterer jedoch, was die Form der Bestandteile betrifft, nur auf die langgestreckten Synergiden hingewiesen hat. Bei *Bryophyllum crenatum* sollen die Antipoden noch nach der Endospermbildung sichtbar sein, doch dürften die mit *Str* bezeichneten Kernreste auf Figur 6 und 7 der Rombach'schen Arbeit fälschlich als Antipoden gedeutet worden sein. Auch d'Hubert's Angabe, daß diese Zellen im Embryosacke von *Echeveria gibbiflora* beliebig lange sichtbar bleiben, bedarf einer Nachprüfung. Was die Entwicklung des Nährgewebes betrifft, so wurde bisher von Koch für *Sedum Aizoon* und *spurium* sein Entstehen durch freie Zellbildung und, soweit aus Abbildung 6 und 7 geschlossen werden kann, auch von Rombach bei *Bryophyllum crenatum* und *Sedum calabricum* sein Auftreten als nucleares Endosperm nachgewiesen. Über sein Vorkommen bei Samenreife liegen nur wenige Angaben vor, die sich auf *Sedum Aizoon* und *Bryophyllum crenatum* beziehen, die im Mangel dieses Gewebes übereinstimmen.

Nach der bisherigen Darstellung, welche die Embryologie der *Crassulaceae* erfahren hat, würde diese Familie in dieser Hinsicht gar keine besonderen Merkmale aufweisen; eine genauere Untersuchung von *Sempervivum* ergibt jedoch ein ganz anderes Bild der Verhältnisse. Diese Gattung schließt sich in der Ausbildung einer anatropen Samenanlage, zweier zweischichtiger, nur oben vielschichtiger, ursprünglich freier, später verwachsener Integumente, deren innerste Zellage eine als doppeltbrechendes Häutchen erscheinende Cuticula besitzt, den anderen an. Über Ursprung und Entwicklungsfolge dieser Integumente konnte auch durch diese Untersuchung bisher noch nichts festgestellt werden. Der Nucellus zeigt auch hier eine kappenförmige Entwicklung seiner Epidermis in der Nähe der Mikropyle und eine Differenzierung zu einem axilen Leitgewebe im basalen Teil; er wird ebenso wie bei den anderen Formen zuerst an der Mikropyle, dann an der Chalaza, schließlich lateralwärts außerordentlich schnell rückgebildet. Die Gattung *Sempervivum* stimmt ferner auch in der Entwicklung einer einzigen Archesporzelle mit den anderen bisher untersuchten *Crassulaceae* überein und weist wie diese eine mehrere Zellschichten tief im Nucellus eingesenkte Makrosporenmutterzelle auf, die gleichfalls eine Tetrade liefert, deren unterste Makrospore zu einem normalen Embryosack auswächst. Die Synergiden sind hier ebenso wie bei der Gattung *Echeveria* langgestreckt und zur Zeit der Befruchtung meist schon verschwunden. In gleicher Weise scheinen auch die Antipoden abweichend zu den bisherigen Angaben früh, das heißt vor Eintritt der Befruchtung zu verschwinden. Doch dürfte trotzdem auch in dieser Hinsicht zwischen *Sempervivum* und einigen anderen *Crassulaceae* eine Übereinstimmung herrschen und diese Angaben sich als Konsequenz eines Beobachtungsfehlers herausstellen. Wenn nämlich Rombach in ihrer Beschreibung der embryologischen Verhältnisse von *Sedum* sagt, daß »der untere Teil des Embryosackes mit den Antipoden beim Anfange der Endospermbildung durch den Strang des Nucellus wächst und sich endlich an die Chalaza anlegt«, so gibt sie

dieser Verlängerung keine vollkommen richtige Deutung. Es handelt sich in diesem Falle nicht um die Verlängerung der ganzen Makrospore, sondern nur um die Streckung der chalazalen Endospermkammer und der Entwicklung derselben zu einem Haustorium, so daß der auftretende Doppelkern nicht den Antipoden, sondern einem stark vergrößerten Endospermkern entspricht. Daß es sich sowohl bei *Bryophyllum* als auch bei *Sedum* um ein derartiges Gebilde handelt, konnte an dem zur Verfügung gestellten Materiale infolge genauer Kenntnis der bei *Sempervivum* auftretenden Verhältnisse leicht festgestellt werden. Es fanden sich auch in den Präparaten bei beiden Gattungen einem späteren Entwicklungsstadium angehörende Stellen, die unterhalb der kompakten, in dem einen Fall rundlichen, in dem anderen Fall langgestreckten Endospermmasse einen deutlich abgesetzten, kernführenden Schlauch aufwiesen. Derselbe dürfte wohl, so weit ein Schluß gestattet ist, morphologisch dem der unteren Endospermkammer von *Sempervivum* entsprechenden Schlauche gleichwertig sein und ebenfalls ein Endospermhaustorium darstellen. Das so außerordentlich schwierig zu beobachtende, auch bei den *Nymphaeaceae* so lange übersehene erste Stadium der Endospermbildung würde daher bei diesen der Beobachtung weniger günstigen Objekten übersehen worden sein. Es dürfte jedoch auch bei diesen Formen das ganze Endosperm ebenso wie bei *Sempervivum* nur aus der oberen Kammer hervorgehen, und zwar, wie Rombach feststellte, bei beiden Gattungen ursprünglich nuclear sein. Da die Frage wie sich das Endosperm in der mikropylaren Kammer bildet, auf Grund der Spezialuntersuchung für *Sempervivum* nicht beantwortet werden kann, so würde die im übrigen so weitgehende Übereinstimmung die Vermutung nahelegen, daß auch bei dieser Gattung urprünglich nucleares Endosperm zur Entwicklung gelangt. Doch bedarf diese Frage zu ihrer endgültigen Erledigung wohl auch bei den anderen Gattungen, trotz der Übereinstimmung von Koch und Rombach, erst der Nachuntersuchung.

Da das Stadium vollständiger Samenreife für *Sempervivum* nicht beobachtet werden konnte, ist ein Vergleich in dieser Hinsicht nicht möglich, doch scheint es wahrscheinlich, daß den ganzen *Crassulaceae* Endosperm und Nucellus im Reifestadium entweder vollständig fehlen oder daß sie bei ihnen nur in ganz schwachen Resten erhalten sind. Auffallend in der Entwicklung der Gattung *Sempervivum* erscheint nun ferner das Auswachsen der Eizelle zu einem Haustorium, das zur Zeit des Pollenschlaucheintrittes entweder nur als kleine Verlängerung des oberen Eizellenendes innerhalb des Embryosackes oder mit einer ampullenartigen Verbreiterung oberhalb der Nucellarepidermis zu liegen kommt. Eine solche Bildung wurde zwar bei anderen *Crassulaceae* bisher noch nicht beschrieben, scheint sich jedoch sowohl bei *Bryophyllum* als auch bei *Sedum* zu finden. In diesem Sinne würde in dem von Rombach in Fig. 5 gegebenen Bilde nur der obere Teil des mit *p* bezeichneten, durch einen breiten schwarzen Strich wiedergegebenen Schlauches dem Pollenschlauch angehören, die blasenförmige Verbreiterung jedoch ebensowohl wie der innerhalb des Nucellus befindliche Teil einem Mikropylarhaustorium entsprechen. Das gleiche gilt für Fig. 7, wo der mit *p* bezeichnete schwarz tuschierte Teil inklusive seiner nur schwarz umrandeten blasenförmigen Erweiterung das Haustorium darstellt. Daß diese Deutung die richtige ist und daß *Bryophyllum crenatum* in dieser Hinsicht mit der Gattung *Sempervivum* vollkommen übereinstimmt, konnte aus den von Fräulein Rombach zur Verfügung gestellten Präparaten ersehen werden, deren Deutung durch die genaue Kenntnis der hier für *Sempervivum* beschriebenen Verhältnisse naturgemäß erleichtert war. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich, so weit bisher untersucht, auch bei *Sedum calabricum,* wo die in Fig. 7 mit *p* bezeichneten Teile den Seitenzweigen eines Haustoriums entsprechen. Diese Deutung fand in gleicher Weise durch die Einsicht in die Präparate ihre Bestätigung. Es zeigt sich jedoch insofern zwischen dieser Gattung und den beiden anderen besprochenen ein Unterschied, als hier ein größerer Teil des Haustoriums innerhalb des Embryosackes liegt und den hier auftretenden, sonst in dieser Familie wohl fehlenden eigentlichen Suspensor verlängert. Dies scheint auch von Rombach in Fig. 8 ausgedrückt zu sein, wo innerhalb des zwar einheitlich gedeuteten Gebildes in der Zeichnung eine Differenzierung wiedergegeben ist. Dieses Vorschieben des Embryos in das Innere des Embryosackes dürfte vielleicht zu der besonderen Längsstreckung dieses Ovulums in Beziehung zu bringen sein. Bei den anderen bisher behandelten *Crassulaceae* scheint im Gegensatz zu diesen ebensowenig ein

Mikropylar- wie ein Chalazahaustorium zur Ausbildung zu gelangen. Da das Stadium vollständiger Reife für *Sempervivum* nicht beobachtet werden konnte, ist ein Vergleich in dieser Hinsicht nicht möglich, doch scheint es wahrscheinlich, daß den ganzen *Crassulaceae* sowohl Endosperm als Nucellus im Reifestadium entweder vollständig fehlen oder nur in sehr schwachen Resten erhalten bleiben.

Aus dem Vorstehenden ist zu ersehen, daß alle bisher untersuchten *Crassulaceae* eine anatrope, von zwei meist je zweischichtigen Integumenten umgebene Samenanlage besitzen, deren innerste Schichte durch ihre als stark lichtbrechendes Häutchen auftretende Cuticula vom Nucellus deutlich abgegrenzt ist. Derselbe erscheint an der Mikropyle, infolge Vergrößerung der stets einschichtigen Epidermiszellen, kalottenförmig, umgibt zuerst den Embryosack sowohl an der Spitze wie an den Seiten mit mehreren Zellagen, ist sehr häufig in seinem basalen Teile in ein randliches großzelliges und in ein axiles, langgestrecktes, leitendes Gewebe differenziert und wird mit Ausschluß der Epidermis an der Mikropyle und weniger Leitgewebszellen an der Chalaza bald rückgebildet. So weit bisher beobachtet, findet sich bei den *Crassulaceae* nur eine einzige Archesporzelle, die wahrscheinlich zahlreiche Tapetenzellen abschnürt und deren Makrosporenmutterzelle wohl zumeist eine normale Tetrade liefert, deren unterste Makrospore zum Embryosacke auswächst. Derselbe scheint eine vollkommen normale Entwicklung zu nehmen; was die Form seiner einzelnen Bestandteile betrifft, so findet sich nur die Längsstreckung der Synergiden betont. Über die Lebensdauer der Antipoden kann noch nichts Abschließendes gesagt werden. Von den bisher untersuchten Formen scheinen nur *Sempervivum, Sedum* und *Bryophyllum* durch Ausbildung eines mikropylaren, ein Suspensorhaustorium s. d. darstellenden und eines chalazalen Endospermhaustoriums ausgezeichnet zu sein. Bei diesen drei Gattungen oder vielleicht nur bei einzelnen ihrer Spezies dürfte auch der ersten Teilung des Endospermkerns die Ausbildung einer Querwand folgen, durch welche der Embryosack in zwei Kammern zerlegt wird, deren untere das Chalazahaustorium darstellt, während die obere allein, das wahrscheinlich nucleare Endosperm liefert. Eine ähnliche Kammerung des Embryosackes scheint dagegen bei den anderen bisher untersuchten *Crassulaceae* nicht vorzukommen. Im Stadium der Reife dürfte das Nucellargewebe ebenso wie das Endosperm in dieser Familie fehlen.

Vergleich der Crassulaceae mit den andern Rosales.

Ein Vergleich der *Crassulaceae* mit denjenigen Familien, zu welchen sie in phylogenetische Beziehung gebracht wurden, den *Nymphaeaceae* einerseits, den *Saxifragaceae* und *Podostemonaceae*, den *Rosaceae* und den *Leguminosae* andrerseits, ergibt nicht nur ganz klare Entwicklungstendenzen, sondern auch für unverständliche morphologische Verhältnisse in dieser Verwandtschaftsgruppe eine vorzügliche Erklärung.

Innerhalb dieser ganzen Formenreihe ist den *Nymphaeaceae, Crassulaceae, Saxifragaceae* und *Podostemonaceae* eine konstant anatrope Orientierung der Samenanlage eigentümlich, von welcher sich dagegen bei den *Rosaceae* ebensowohl wie bei den *Leguminosae* häufig kleine Abweichungen finden. Während bei den *Nymphaeaceae, Crassulaceae* und *Podostemonaceae* die Zweizahl der Integumente konstant ist, kommt es innerhalb der *Saxifragaceae* bei den *Hydrangeoideae* und *Escallonioideae,* innerhalb der *Rosaceae* bei *Alchimilla, Dryas* und den *Potentillinae,* ferner bei den Lupinen unter den *Leguminosae* zur Ausbildung eines einzigen Integumentes, eine Erscheinung, die sich entweder durch Verschmelzung oder durch Abort erklärt. Diese Reduktion in der Zahl der Integumente ist jedoch in vielen Fällen mit einer außerordentlichen Steigerung der Schichtenzahl verbunden, entspricht also keineswegs stets einer Reduktion der Samenhülle. Was die Verteilung dieser Schichtenzahl betrifft, so ergibt sich für diese Formenreihe folgendes Bild der Verhältnisse. Die bei den *Hamamelidales* noch mächtigen Integumente erscheinen bei den *Crassulaceae,* ebenso wie bei den meisten *Saxifragaceae* und bei allen *Podostemonaceae* zweischichtig, während sie bei den *Rosaceae* ausnahmslos eine wohl sekundäre bis zu

vierzehn Zellagen des äußeren Integumentes führende Verdickung erfahren. Da es bisher noch unterlassen wurde, das diesbezügliche Material bei der großen Zahl der untersuchten *Leguminosoe* zusammenzustellen, konnte diese Familie ebensowenig wie die *Nymphaeaceae* in diesen Vergleich einbezogen werden. Der Einblick in die embryologischen Verhältnisse dieser Formenreihe läßt ferner erkennen, daß die ganzen *Crassulaceae, Saxifragaceae* und *Podostemonaceae* gegenüber den *Nymphaeaceae* durch eine weitgehende Reduktion des Nucellargewebes charakterisiert sind. Während dasselbe bei den *Nymphaeaceae* noch von so großer Mächtigkeit ist, daß es selbst im Stadium der Reife als vielschichtiges Perisperm auftritt, ist es bei den *Crassulaceae* bereits im Jugendstadium bloß in wenigen Schichten, im Reifestadium überhaupt nicht mehr vorhanden und wird bei den *Podostemonaceae* von Anfang an nur als eine einzige Zellage um den Embryosack, respektive um die axile Zellreihe herum angelegt. Allen Familien dieser Verwandtschaftsgruppe, inbegriffen den *Rosaceae* und *Leguminosae,* ist dagegen eine Differenzierung des Nucellargewebes durch Ausbildung eines axilen Leitstranges eigentümlich, der durch schmale, langgestreckte Zellen charakterisiert ist und physiologisch die Aufgabe der Nahrstoffleitung besitzt. Das Archespor, welches bei den *Hamamelidales* noch vielzellig zu sein scheint, ist bei den ganzen *Nymphaeaceae* und *Crassulaceae,* den meisten *Saxifragaceae,* allen *Podostemonaceae* und *Leguminosae* einzellig. Das Auftreten eines vielzelligen Archesporgewebes bei den *Ribesioideae* und der Gattung *Philadelphus* unter den *Saxifragaceae,* ebenso wie bei allen in so großer Zahl untersuchten *Rosaceae* dürfte, entsprechend seiner Vielzelligkeit bei den *Hamamelidaceae* und seiner Einzelligkeit bei den *Nymphaeaceae* und *Crassulaceae* als sekundäre Vermehrung der Zellen aufzufassen sein. Was die Makrosporenzahl betrifft, die bei den *Hamamelidaceae* zwischen drei bis fünf schwankt, findet sich unter den *Nymphaeaceae,* so weit bisher untersucht, noch stets eine Tetrade, deren untere Zelle zum Embryosack auswächst. Während dieses Verhalten auch unter den *Crassulaceae* wohl noch allgemein sein dürfte, ist es bei den *Saxifragaceae* vielleicht noch das häufigere, jedoch auch vielfach bereits durch eine Reduktion der Makrosporenzahl auf drei oder durch die direkte Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack ersetzt. Die Reduktion der Teilungsfähigkeit des Archespors selbst und der von ihm abstammenden Zellen erreicht jedoch bei den *Podostemonaceae* ihren Höhepunkt, wo nicht nur zum Unterschiede zu den genannten Familien ein Tapetum überhaupt nicht mehr zur Ausbildung gelangt und die Makrosporenmutterzelle direkt zum Embryosacke wird, sondern auch selbst innerhalb des Embryosackes eine Reduktion eintritt, indem nur der obere Tochterkern des primären Embryosackkerns sich weiter teilt, der untere als Antipodalkern bezeichnete dagegen vollkommen ungeteilt bleibt und ohne weitere Entwicklung zugrunde geht. Es zeigt sich daher in dieser Verwandtschaftsreihe ganz klar die Tendenz zur Reduktion der Teilungen innerhalb des Archespors und der von ihm abstammenden Zellen. Ein von diesem abweichendes Verhalten findet sich dagegen bei den *Rosaceae.* Obwohl auch in dieser Familie ein Rückgang der Makrosporenzahl auf drei häufig auftritt, so konnte doch andererseits bei *Rosa livida* auch eine Vermehrung derselben auf fünf bis sechs Zellen festgestellt werden. Dieser Befund erscheint jedoch infolge seiner Isoliertheit längst nicht so wichtig wie die bei den *Rosaceae* häufig beobachtete Erscheinung, daß die Teilungsfähigkeit hier nicht nur an die unterste Makrospore gebunden ist, sondern daß auch jede andere an ihre Stelle treten kann, daß sogar manchmal mehrere oder alle Schwesterzellen eine Weiterentwicklung erfahren. Entsprechend dieser gesteigerten Teilungsfähigkeit der Makrosporen ist für diese Familie auch eine besonders starke Vermehrung des Tapetums charakteristisch, derzufolge der Embryosack im Nucellargewebe tief eingesenkt erscheint. In anbetracht der bereits erwähnten sekundären Vermehrung des Archespors zu einem Gewebe und der häufigen Weiterentwicklung mehrerer Archesporzellen, in anbetracht der Ausbildung eines vielzelligen Tapetums und der Teilungsfähigkeit aller Makrosporen kann man hier, trotz der häufigen Reduktion der Makrosporenzahl, nicht von einer Reduktion dieses Gewebes sprechen, sondern muß eine andere Entwicklungstendenz innerhalb der *Rosaceae* vermuten wie jene, die bei der zuerst behandelten Verwandtschaftsreihe wohl klar zum Ausdrucke kommt. Ganz anders verhalten sich dagegen die *Leguminosae,* deren konstant einzelliges Archespor eine nur mehr oder minder große Zahl von Tapetenzellen abschnürt, die ferner eine Makros-

porenmutterzelle aufweisen, deren Entwicklung alle Stufen zwischen der Ausbildung einer normalen Tetrade mit einer hier wohl ausnahmslos auf die unterste Zelle beschränkten Teilungsfähigkeit, und der direkten Umwandlung in den Embryosack einnehmen kann. Während die Tendenz der Rückbildung dieser Gewebe von den *Nymphaeaceae* zu den *Podostemonaceae* wohl klar zum Ausdrucke kommt, da nur einzelne *Saxifragaceae* eine sekundäre Entwicklung in anderer Richtung nehmen dürften, und während auch die *Leguminosae* eine, wenn auch nur mäßige Reduktion aufweisen, scheinen die ganzen *Rosaceae* durch eine Förderung derselben charakterisiert zu sein.

Wenn man nun als weiteres Merkmal die Endospermentwicklung bei diesen Familien zum Vergleich heranzieht, so ergibt sich folgendes Bild der Verhältnisse innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe. Die drei Unterfamilien der *Nymphaeaceae* verhalten sich in dieser Hinsicht ganz verschieden und stellen ungleichwertige Entwicklungsstufen dar. Während der Embryosack bei den *Nelumbonoideae* zuerst in drei Kammern zerteilt wird, deren jede in gleicher Weise zellulares Endosperm liefert, tritt bei den *Nymphaeoideae* und *Cabomboideae* nur eine einzige, der ersten Teilung des Endospermkernes folgende Querwand auf, welche die Makrospore in zwei ungleichwertige Kammern zerlegt, indem bei diesen beiden Unterfamilien nur die obere so geschaffene Kammer das Endosperm liefert. Während dasselbe jedoch bei den *Nymphaeaceae* ebenso wie bei den *Nelumbonoideae* sofort zellular erscheint, wird bei den *Cabomboideae* nucleares Endosperm, und zwar nach Hegelmaier's endogenem Typus gebildet. Die untere, einer großen Endospermzelle entsprechende Kammer des Embryosackes entwickelt sich in beiden Unterfamilien zu einem von *Victoria regia* bis zu *Cabomba* an Größe zunehmendem Haustorium. Die gleichen Endospermverhältnisse wie die *Cabomboideae* scheinen innerhalb der *Crassulacaee* die Gattung *Sempervivum*, ferner *Bryophyllum crenatum* und *Sedum calabricum* zu zeigen, während andere Vertreter dieser Familie wohl auch nucleares Endosperm, aber überhaupt keine Kammerung des Embryosackes aufweisen dürften. Dagegen wird innerhalb der *Saxifragaceae* nach Juel's Untersuchung bei *Saxifraga granulata* noch die gleiche Teilung des Embryosackes in zwei Endospermkammern zur Entwicklung gebracht, die jedoch keine so ausgesprochene Differenzierung zeigen wie in den anderen besprochenen Fällen, sondern beide Endosperm, jedoch nach verschiedenen Typen bilden. Während die obere Kammer das von Juel zentrales Endosperm genannte Gewebe als ursprünglich nuclearen Wandbelag zur Entwicklung bringt, liefert die untere Kammer acht als basales Endosperm bezeichnete Zellen, die wohl auch ursprünglich nuclear, jedoch nicht als Wandbelag entstehen. Diese Zellen, die bei *Saxifraga* an Stelle des einzelligen Chalazahaustoriums der *Nymphaeaceae* und *Crassulaceae* getreten sind, weisen jedoch auch hier noch entschieden haustorielle Funktionen auf. Sonst wurde eine endospermale Kammerung der Makrospore innerhalb der *Saxifragaceae* nicht beobachtet. Trotzdem ist dies Auftreten einer Querwand bei *Saxifraga granulata* nicht wie Juel meint, als Neuschöpfung in dieser Formenreihe aufzufassen, sondern phylogenetisch von den bei Nymphaeaceen und Crassulaceen beobachteten Verhältnissen abzuleiten. Die anderen *Saxifragaceae* zeigen, so weit bisher untersucht, ursprünglich nucleares, später zellulares Endosperm ohne jede Differenzierung, was wohl gegenüber *Saxifraga granulata*, ebenso wie gegenüber den betreffenden *Nymphaeaceae* und *Crassulaceae* als Rückbildung aufzufassen ist. Bei den *Podostemonaceae* kommt dagegen Endosperm überhaupt nicht mehr zur Entwicklung. Es dürfte daher innerhalb der ganzen hier behandelten Reihe von den *Nymphaeaceae* bis zu den *Podostemonaceae* eine Rückbildung des Nährgewebes festzustellen sein. Während die *Nymphaeoideae* gegenüber den *Nelumbonoideae*, was in einem anderen Zusammenhange ausführlicher dargestellt werden soll, in dieser Hinsicht eine höhere Entwicklungsstufe darzustellen scheinen, indem sie eine Differenzierung des Endosperms in zwei Kammern aufweisen, deren obere zellulares Endosperm liefert und deren untere zu einem Haustorium auswächst, zeigen die *Cabomboideae* den *Nymphaeoideae* gegenüber nur in einem Sinne eine Weiterentwicklung, in einem anderen Sinne bereits eine Reduktion dieses Gewebes. Während diese Weiterentwicklung in der Vergrößerung des Haustoriums zum Ausdruck kommt, muß die Reduktion wohl in dem Auftreten eines ursprünglich nuclearen Endosperms gesehen werden. Dieses Endosperm gelangt hier noch ebenso wie bei den betreffenden *Crassulaceae* im Sinne von Hegelmaier's endogenem Typus zur Ausbildung, während es bei *Saxifraga*

granulata nur mehr als peripherer Wandbelag entsteht, eine Form des Auftretens, die, schon von Hofmeister als Reduktionserscheinung gedeutet wurde. Parallel dieser Reduktion des oberen Endosperms erscheint bei dieser Spezies die Abnahme der funktionellen Differenzierung der beiden Endospermkammern. Innerhalb der Familie der *Crassulaceae* selbst dürfte jedoch in anderer Richtung ebenso wie bei den *Saxifragaceae* eine noch weitergehende Reduktion des Endosperms auftreten, die vor allem in dem Fehlen jeder Differenzierung in Zellkammern zum Ausdruck kommt. Entsprechend der in dieser Verwandtschaftsreihe wohl deutlich erkennbaren allgemeinen Tendenz zur Reduktion des Endosperms gelangt dasselbe, infolge der einer solchen Entwicklung günstigen Außenbedingungen bei den *Podostemonaceae* überhaupt nicht mehr zur Ausbildung. Bei den *Rosaceae* tritt das Endosperm ebenso wie bei den *Leguminosae* zuerst nuclear auf, bildet aber späterhin stets Zellwände aus, die entweder im ganzen Embryosack, bei abgeleiteten Formen dagegen nur mehr im oberen Teile desselben zur Entwicklung gelangen. Dieses Ausbleiben der Zellwandbildung darf wohl auch hier wie sonst als Reduktionserscheinung des Endosperms aufgefaßt werden, obwohl eine physiologische Differenzierung dieses Gewebes damit insofern verbunden ist, als der untere membranlose Teil der Makrospore eine vielleicht verstärkte haustorielle Funktion übernimmt. Ein konsequenter Vergleich des Endospermgehaltes bei Samenreife und der chemischen Inhaltsstoffe dieses Gewebes konnte auch infolge der so häufig fehlenden Angaben nicht durchgeführt werden, obwohl sich hieraus gewiß in Verbindung mit anderen Merkmalen ein gutes Bild der Entwicklungsverhältnisse ergeben hatte.

Dagegen war ein Vergleich der Ausbildung und Persistenz der Antipoden bis zu einem gewissen Grade möglich und zeigt, daß dieselben im Verhältnis zu anderen nahestehenden Formenreihen mit Ausnahme einiger *Accacieae* nur eine geringe Größe erreichen und, wenn eine Nachuntersuchung mehrerer *Crassulaceae* diese Vermutung bestätigt, stets frühzeitig, das heißt um die Zeit der Befruchtung, bereits verschwinden. Diese allgemeine Tendenz macht die so weitgehende, gewiß durch die Außenbedingungen veranlaßte Reduktion bei den *Podostemonaceae*, deren Antipodalkern ohne Teilungen zu erfahren zugrunde geht, wohl insofern verständlich, als diese geeigneten Außenbedingungen überhaupt nur jene Eigenschaften zur Entwicklung bringen können, die sie gleichsam nur auslösen, für welche von vornherein eine Inklination vorhanden ist.

Auffallend ist innerhalb der besprochenen Formenreihe auch das Verhalten des Suspensors. Während derselbe den *Nelumbonoideoe* noch vollkommen fehlt, ist er bei den *Nymphaeoideae* schwach, bei den *Cabomboideae* bereits stärker entwickelt. Innerhalb der *Crassulaceae* erreicht er jedenfalls bei *Sedum* eine mäßige Größe, wenn man aber die haustorielle Bildung so bezeichnen will, auch bei *Bryophyllum* und *Sempervivum* eine hohe Stufe der Ausbildung. Unter den *Saxifragaceae* ist bisher nur bei den *Ribesioideae* ein Suspensorhaustorium beschrieben worden, doch dürften wir es vielleicht bei *Chrysosplenium alternifolium* nicht, wie Eichinger meint, mit einem Synergiden- sondern ebenfalls mit einem Suspensorhaustorium zu tun haben. Bei den anderen *Saxifragaceae* ist eine auffallende Suspensorentwicklung nicht beobachtet, doch liegen über der Ausbildung dieses Organes auch kaum irgendwelche Angaben vor. Dagegen findet sich bei den *Podostemonaceae*, soweit beschrieben wurde, ein relativ kräftiger Suspensor, dessen oberste Zelle nach Went bei *Mourera fluviatilis* zu einer Blase entwickelt ist. Innerhalb dieser Reihen kann daher immerhin eine wenn auch nicht alle Formen umfassende Begünstigung dieses Organes beobachtet werden. Bei den *Rosaceae* dürfte es dagegen meist nur schwach entwickelt sein, doch, soweit aus den bisherigen Untersuchungen entnommen werden kann, stets zur Ausbildung gelangen. Ganz anders verhalten sich dagegen die *Leguminosae*, deren Unterfamilien sich in dieser Hinsicht sehr deutlich von einander unterscheiden. Während die *Mimosoideae* dieses Organ überhaupt nicht zur Entwicklung bringen, weisen die *Caesalpinioideae* bereits einen mäßigen Suspensor, die *Papilionatae* eine steigende Ausbildung desselben auf, so daß er bei den abgeleiteten Gruppen, wie den Lupinen unter den *Genisteae*, den *Vicieae* und *Phaseoleae*, bereits ganz kolossale Dimensionen erreicht. Während jedoch der Suspensor der *Vicieae* nur aus vier Zellen besteht, deren zwei viele hundert Kerne führen können, stellt dieses Organ bei den *Phaseoleae* ein aus mehreren hundert

einkernigen Zellen zusammengesetztes Gebilde, bei den Lupinen ebenfalls ein vielzelliges Gewebe dar, dessen einzelne Bestandteile sich als mächtige vielkernige Blasen aus dem Verband lösen können.

Es ist daher wohl klar zu ersehen, daß innerhalb der Leguminosen eine außerordentliche Weiterentwicklung des Suspensors vor sich geht. Ganz auffallende Beziehungen zeigen sich innerhalb der hier behandelten Formenreihe auch in der Längenentwicklung des Embryosackes. Derselbe erreicht bei den *Nymphaeaceae* eine außerordentliche Größe, die sowohl bei den *Nymphaeoideae* als auch bei den *Cabomboideae* durch das Auswachsen der unteren Endospermzelle zu einem Chalazahaustorium bedingt ist, das von *Victoria regia* bis zu *Cabomba* eine aufsteigende Entwicklung nimmt. Die gleichen Verhältnisse zeigen sich unter den *Crassulaceae* bei der Gattung *Sempervivum*, bei *Bryophyllum crenatum* und *Sedum calabricum*. Ob die von Koch bei anderen *Sedum*-Arten beschriebene schlauchartige Längsstreckung der Makrospore den gleichen morphologischen Wert besitzt oder einem Makrosporenhaustorium entspricht, bedarf erst der Nachuntersuchung. Innerhalb der *Saxifragaceae* scheint, so weit Einsicht genommen werden konnte, nur die Gattung *Philadelphus* einen besonders langen, in die Mikropyle hineinwachsenden Embryosack auszubilden, während derselbe sonst wie bei *Saxifraga, Chrysosplenium, Tellima, Parnassia, Hydrangea* und *Escallonia* nur mäßig gestreckt sein dürfte, bei den *Ribesioideae* scheinbar bloß geringe Dimensionen erreicht. In gleicher Weise ist er bei den ganzen *Podostemonacae* nur mehr durch auffallend geringe Dimensionen ausgezeichnet. So dürfte sich innerhalb dieser Entwicklungsreihe daher wohl auch eine Reduktion in der Längenentwicklung des Embryosackes feststellen lassen. Ganz anders verhalten sich dagegen die *Rosaceae*, die scheinbar stets eine außerordentlich große Makrospore aufweisen, deren Funktion als Haustorium nach Went bei manchen Formen durch Differenzierung des Endosperms und durch Ausbildung außerordentlich großer Endospermkerne im Chalazateil gekennzeichnet ist. Auch bei den *Leguminosae* findet sich stets ein mächtiger, langgestreckter, ein Makrosporenhaustorium darstellender Embryosack. Derselbe nimmt nach De Bruyne bei *Phaseolus vulgaris* eine ganz eigenartige Entwicklung, die zur Ausbildung eines Chalazahaustoriums und einer Kammerung führt, welche funktionell mit der bei den *Nymphaeaceae* und bei *Sempervivum* beschriebenen Bildung übereinstimmt, ja bei oberflächlicher Betrachtung auch das gleiche Aussehen zeigt, jedoch einen ganz anderen morphologischen Wert besitzt. Während die Kammerung bei jenen Formen durch eine der erste Endospermteilung folgende Querwandbildung gegeben ist und das Chalazahaustorium einer einzigen Endospermzelle entspricht, wird bei *Phaseolus* sowohl die Kammerung als die Wand des Haustoriums durch eine Anzahl membrandünner abgeflachter Endospermzellen gebildet, die eine mächtige ernährende Vakuole zwischen sich einschließen. Die ganze Entwicklung dieser hochinteressanten Bildung hat von De Bruyne eine glänzende Darstellung erfahren. Sie erscheint in diesem Zusammenhange schon deshalb von so großer Wichtigkeit, als hier eine dem Endospermhaustorium der *Nymphaeaceae* und *Crassulaceae* funktionell vollkommen gleichwertige Bildung vorliegt, die entsprechend der Reduktion des ursprünglich zellularen Endosperms zum nuclearen Wandbelag eine vollkommen andersartige morphologische Wertigkeit besitzt, indem die Wandbildung dort der Zellwand einer einzigen Endospermzelle, hier einer merkwürdigen Schichte abgeflachter Endospermzellen, die »*vacuole nutritive*«, dort einer mächtigen Zellvakuole, hier einer von Zellen abgesonderten interzellularen Flüssigkeitsansammlung entspricht.

In den hier vorliegenden Ausführungen ist das Vorkommen von Haustorien, die innerhalb dieser Formenreihe verhältnismäßig stark verbreitet sind, bereits vielfach erwähnt werden, doch erübrigt es wohl der Übersicht halber eine Zusammenstellung derselben zu geben. Die bei diesen Familien beobachteten Chalazahaustorien besitzen einen verschiedenartigen morphologischen Wert. Sie stellen entweder eine einzige außerordentlich vergrößerte Endospermzelle dar, die eine mächtige zentrale Ernährungsvakuole aufweist, oder sie entsprechen dem basalen Teil der mächtig vergrößerten Makrospore selbst, dessen haustorielle Tätigkeit entweder nur aus dieser Oberflächenvergrößerung oder aus dem Anschwellen der chalazalen Kerne, endlich auch aus einer komplizierten Anordnung zahlreicher Endospermzellen ersichtlich ist. Die erstgenannten chalazalen Endospermhaustorien sind bisher ausnahmslos bei allen *Nymphaeoideae* und *Cabomboideae*, ferner bei der Gattung *Sempervivum*, bei *Bryophyllum crenatum*

und *Sedum calabricum* festgestellt worden. Eine Modifikation derselben findet sich bei *Saxifraga granulata*. Die chalazalen Makrosporenhaustorien scheinen dagegen den *Rosaceae* und *Leguminosae* eigentümlich zu sein und erreichen, soweit bisher untersucht, bei *Phaseolus vulgaris* ihre höchste Vollendung. Weniger häufig als diese Chalazahaustorien wurden innerhalb dieser Formenreihe bisher Mikropylarhaustorien festgestellt. Dieselben entsprechen entweder stets dem Suspensor, respektive einer Verlängerung der Eizelle oder, wenn Eichinger's Auslegung bei *Chrysosplenium* sich bestätigt, auch einer Synergide. Suspensorhaustorien s. d. konnten in kolossal mächtiger Entwicklung bei der Gattung *Sempervivum*, ferner bei *Bryophyllum crenatum* und *Sedum calabricum* festgestellt werden, doch dürfte auch der blasenförmigen obersten Suspensorzelle bei den *Podostemonaceae* eine entsprechende Funktion zukommen.

Mit dem Vorstehenden wurde nur in ganz großen Zügen auf Grund einiger embryologischer Charaktere ein Vergleich der mit den *Crassulaceae* nächstverwandten Familien vorgenommen, da eine eingehende Behandlung dieses Themas, so weit die bisherigen Literaturangaben es gestatten, einer Spezialuntersuchung überlassen bleiben soll.

Es erübrigt nur mehr der leichteren Einsicht halber ein gedrängtes Bild der innerhalb dieser Verwandtschaftsreihe herrschenden Entwicklungstendenzen zu geben. Der ganzen Gruppe ist eine anatrope Orientierung der Samenanlage eigentümlich, von welcher nur die nahverwandten *Rosaceae* und *Leguminosae* kleine Abweichungen zeigen. Sie besitzt ferner im allgemeinen zwei Integumente, die jedoch sowohl bei einzelnen *Saxifragaceae* als auch bei manchen *Rosaceae* und *Leguminosae* durch Verwachsung oder Abort zu einem einzigen reduziert erscheinen. Die Rosales weisen auch, soweit der Vergleich bisher ausgedehnt wurde, mit Ausnahme der gesamten *Rosaceae* und einigen *Saxifragaceae* die Zweizahl der Integumentschichten auf. Das Nucellargewebe, welches von *Nymphaeaceae* bis zu den *Podostemonaceae* eine fortgesetzte Reduktion zeigt, ist wohl in der ganzen Formenreihe zu einem Leitgewebe differenziert. Das Archespor erscheint mit Ausnahme einiger *Saxifragaceae* und aller *Rosaceae*, bei welchen es eine sekundäre Vermehrung aufweist, stets einzellig. Die ursprüngliche Tetrade ist bei den *Saxifragaceae*, den *Podostemonaceae* und vielen *Leguminosae*, entsprechend der allgemeinen Abnahme in der Teilungsfähigkeit des Archespors, seiner Tochter- und Enkelzellen, reduziert. Eine gleiche Reduktion der Makrosporenzahl ist jedoch auch bei den *Rosaceae*, trotz der hier auftretenden sekundären Zunahme in der Teilungsfähigkeit des Archespors häufig. Innerhalb der ganzen hier behandelten Formenreihe zeigt sich ferner eine Reduktion des Endosperms, die zuerst in dem Ausbleiben einer Kammerung und der mit ihr verbundenen Differenzierung, in dem Auftreten von nuclearem Endosperm an Stelle des zellularen, schließlich in dem Unterbleiben jeder Wandbildung zum Ausdrucke kommt und deren letzte Konsequenz das völlige Fehlen dieser Gewebebildung bei den *Podostemonaceae* darstellt. Was die Reduktion des Endosperms betrifft, zeigt sich daher eine Übereinstimmung zwischen der von den *Nymphaeaceae* zu den *Podostemonaceae* führenden Reihe, bei derem Endglied es zu einer Endospermentwicklung nicht mehr kommt, und den *Rosaceae* und *Leguminosae*, die in den *Pruneae* Wandbildung nur mehr im oberen Teile des Embryosackes, in den *Vicieae* Wandbildung überhaupt nicht mehr aufweisen, deren ganzes Endosperm vielmehr nuclear verbleibt. Für die hier behandelte Formenreihe dürfte ferner auch die Reduktion der Antipoden ganz allgemein charakteristisch sein. Dagegen weist der Suspensor in einzelnen Vertretern aller Familien eine überaus mächtige Entwicklung auf und erscheint nur bei den *Rosaceae* ausnahmslos in geringer Größe. Was die Längsstreckung des Embryosackes betrifft, so dürfte eine von den *Nymphaeoideae* bis zu den *Podostemonaceae* reichende langsame Reduktion desselben zu beobachten sein, während im Gegensatz hierzu sowohl bei den *Rosaceae* als auch bei den *Leguminosae* eine mächtige Makrospore zur Ausbildung kommt. Für die ganze Formenreihe ist ferner das Auftreten von Haustorien charakteristisch, die sowohl an

der Mikropyle als auch an der Chalaza zur Entwicklung gelangen und ganz verschiedenen morphologischen Wert besitzen.

Es soll nunmehr ein kurzer Versuch gemacht werden, einige dieser Entwicklungstendenzen mit einander in Beziehung zu bringen und auf ihre kausale Abhängigkeit von einander hinzuweisen. Der ganzen hier behandelten Gruppe ist die Ausbildung eines chalazalen Leitgewebes eigentümlich, welches eine besonders starke Nahrungszufuhr vermittelt. Die Folge dieser besonderen Nahrungszufuhr ist eine Überernährung und, unmittelbar durch dieselbe veranlaßt, ein verstärktes Wachstum der dieser Nahrungsquelle anliegenden wachstumsfähigen Gewebe. In den ursprünglichsten der hier behandelten Familien, den Nymphaeaceae und Crassulaceae, zeigt nun das Endosperm noch eine außerordentlich hohe Ausbildung, die in dem Auftreten einer Kammerung und einer weitgehenden Differenzierung zum Ausdrucke kommt, besitzt daher selbst noch eine große Aktivität und Wachstumsfähigkeit. Bei diesen Familien ruft daher der kräftige Nahrungsstrom noch das verstärkte Wachstum der angrenzenden Endospermzelle hervor, die so mächtige Dimensionen erreicht, daß ihre Kontur nach eingetretener Schrumpfung des plasmatischen Inhaltes im Präparat einen gewaltigen Hohlraum einschließt und deren physiologische Bedeutung als Haustorium außer Zweifel steht. Infolge Reduktion des Endosperms vom zellularen zum nuclearen Typus und der hiermit zusammenhängenden Abnahme seiner Wachstumsfähigkeit ist es dagegen bei den Rosaceae und Leguminosae, vielleicht auch bei einigen Crassulacae und Saxifragaceae nicht mehr dieses Gewebe, sondern die Makrospore selbst, die auf den starken Nahrungsstrom und die durch ihn bedingte Überernährung mit einer besonders mächtigen Entwicklung antwortet und zu einem Makrosporenhaustorium auswächst. Da jedoch auch diese Makrospore, wie bereits auseinandergesetzt, von den Nymphaeoideae zu den Podostemonaceae eine langsame Reduktion erfährt und endlich auf den verstärkten Nahrungsstrom nicht mehr mit einer besonderen Volumentwicklung antworten kann, so wird derselbe nicht verbraucht, daher dem Nucellus nicht entzogen, sondern in den obersten an die Makrospore angrenzenden Zellen des Leitgewebes aufgestapelt, was naturgemäß zu einer Überernährung, respektive zu einer kolossalen Vergrößerung derselben führt. Auf diese Weise läßt sich beobachten, wie, entsprechend dem allgemeinen Entwicklungszustand des Embryosackes, das durch den starken Nahrungsstrom bedingte besondere Längenwachstum von der unteren Endospermkammer auf die nucleares Endosperm führende Makrospore und von dieser auf die obersten Nucellarzellen übergeht. Mit diesem Wachstumsprozeß steht jedoch ein zweiter, wie Sara Rombach bereits dargelegt hat, selbständiger Prozeß in Verbindung, der durch seine Raum schaffende Tätigkeit eine solche Entwicklung erst ermöglicht. Diese Sekretion scheint nun allgemein von dem chalazalen Ende des Embryosackes auszugehen und hat bei den Familien dieser Verwandtschaftsreihe eine verschieden große Wirkung. Während sie bei den Nymphaeaceae, den Crassulaceae, den Saxifragaceae, Rosaceae und Leguminosae mehr oder weniger zur Auflösung eines ganzen langgestreckten Leitgewebes führt, hat sie bei den Podostemonaceae dagegen nur die Auflösung der obersten, wie eben geschildert, außerordentlich großen Zellen dieses Gewebes zur Folge. Auf diese Weise wird nun ein Hohlraum geschaffen, der bei den hier behandelten Familien entweder durch eine als Kammer abgegliederte Endospermzelle oder durch die auswachsende Makrospore selbst ausgefüllt wird, bei den Podostemonaceoe jedoch, infolge des Fehlens jeglicher Endospermbildung und der weitgehenden Reduktion des Embryosackes, unausgefüllt bleibt. So erklärt sich bei dieser Familie das merkwürdige Auftreten eines Hohlraumes inmitten der Samenanlage, der von Went als Pseudembryosack bezeichnet wurde.

Auf diese Weise dürften sich auch die innerhalb dieses Formenkreises beobachteten Verhältnisse ohne Annahme einer zirkulären Verwandtschaft wohl ungezwungen voneinander ableiten lassen.

Es sei mir zum Schlusse noch gestattet, meinem verehrten Lehrer Herrn Hofrat v. Wettstein, der mir noch zu meiner Studienzeit die embryologische Untersuchung der Gattung *Sempervivum* übergab, für seine stete Aufmunterung und Unterstützung zu danken. Gleichzeitig möchte ich auch Fräulein Sara Rombach in Utrecht für die freundliche Überlassung vorzüglicher Präparate meinen Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

Albanese N., Ein neuer Fall von Endotropismus des Pollenschlauchs und abnormer Embryosackentwicklung bei *Sibbaldia procumbens*. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., mathem-nat. Klasse 113 1. 1904.

Baillon M. H., Histoire des plantes 1880.

Barthélemy A., Du développement de l'embryon dans le Nelumbium speciosum et de sa germination. Rev. Sci. Nat. 5, 1876.

Bennett A., Note on the structure and affinities of Parnassia palustris. Journal of the Linnean Soc. XI., 1871.

Bruyne. De C., Le sac embryonnaire de Phaseolus vulgaris. Bull. d. l. Classe d. Sciences de l'Acad. Roy. d. Belg., 1906.

Chalon J., La graine des Légumineuses, 1875.

Chodat R., l'embryogénie de Parnassia pal. Soc. phys. et d'histoire nat. XXI, 1906.

Cario, Botanische Zeitung, 1881.

Chodat R., Principes de Botanique, 1907.

Clos M. D., Interprétation des parties germinatives du Trapa natans, de quelques Guttifères et des Nelumbium. Bull. d. Soc. bot. de France 38, 1891.

Conard H. S., Note on the Embryo of Nymphaea. Science 15, 1902.

Cook M. T., Development of the Embryo-sac and Embryo of Castalia odorata and Nymphaea advena. Bull. Torr. Bot. Club 29, 1902.

— The Embryogeny of some Cuban Nymphaeaceae. Bot. Gaz. 42, 1906.

— Notes on the Embryology of the Nymphaeaceae. Bot. Gaz. 48, 1909.

Coulter et Chamberlain, Morphology of Angiosperms. New York—London, 1903.

Eichinger A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Adoxa und Chrysosplenium. Mitteilungen der Bayr. Bot. Gesellsch. zur Erforschung der heimischen Flora, 1907.

— Beitrag zur Kenntnis und systematischen Stellung der Gattung Parnassia. Beihefte zum bot. Zentralbl. 23/2 1908.

Elst. Van der P., Bijdrage tot de kennis van de Zaadknopontwikkeling der Saxifragaceen, 1909.

Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 1891.

Fischer A., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 14. Bd. 1880.

Goebel C., Organographie der Pflanzen. Jena, 1901.

Guignard L., Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses. Ann. Sc. Nat. Bot. VI, T. XII, 1881.

— Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot. VI, T. 13, 1882.

Hegelmaier M. A. N., Untersuchungen über die Morphologie des Dicotylen-Endosperms. Nova Acta Ac. Caes. Leop.-Carol. 1887.

Himmelbaur W., Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von *Ribes pallidum*. Jahrbuch d. Hamburg Wissensch. Anstalten XXIX, 1911.

Hofmeister W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der *Phanerogamen*. Abhdlg. der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften 6, 1859.

— Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1, 1858.

D'Hubert E., Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. Sci. Nat. Bot. VIII, T. 2, 1896.

Janczewsky E. v., La sexualité des espèces dans le genre Ribes. Bull. internat. de l'acad. d. sc etc Cracovie. Cl. de sc. mathem. et natur. Krakau 1903.

Jönsson B. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Acta Univ. Lund XVI, 1879—80.

Juel H. O., Studien über die Entwicklung von *Saxifraga granulata*. N. Act. Reg. Soc. Upsal 4 I, 1907.

Koch L., Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceen. Verhandlungen des Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg. 1. Bd., 1876.

Lotsy J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. 3. Bd., Jena 1911.

Lyon H. L. Observations on the Embryogeny of Nelumbo. Minn. Bot. Stud. 2, 1901.

— Preliminary Note on the Embryogeny of Nelumbo. Science 13, 1901.

Matthiesen Fr., Beitr. z. Kenntn. der Podostemonaceen. Biblioth. botan. Heft 68, 1908.

Maximovicz C. J., Adnotationes de Spiraeaceis. Acta Horti Petropolitani, T. VI, 1879.

Murbeck S., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Univ. Arsskrift. 36, 1901.

— Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskrift 36, 1901.

— Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskrift. 38, 1902.

Osterwalder, Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landwirtschaftliche Jahrbücher, XXXIX. Bd. 1910, H. 6.

Payer J. B., Organogénie comparée de la fleur, II, 1857.

Péchoutre M. F. Développement du tégument de l'ovule et de la graine de Geum urbanum. Journ. de Bot. 15, 1901.

— Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosaceés. Ann. d. Sci. Nat. Bot., VIII, T. 16, 1902.

Raciborsky, Beiträge zur Kenntnis der Cabombeen und und Nymphaeaceen. Flora 79, 1894.

Rombach S. Die Entwicklung der Samenknospe bei den Crassulaceen. Rec. d. Trav. Bot. Néerl., Vol. VIII, 1911.

Saxton W. T., On the developpement of the Ovule and Embryosac of Cassia tomentosa: Trans. South Afr. phil. Soc., 1907, XVIII.